Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	25	45–60	München, 31. 12. 1985

Frühe Anomuren und Brachyuren (Decapoda, Crustacea) aus dem mittleren Dogger

Von Reinhard Förster *)

Mit 5 Abbildungen und 1 Tafel

Kurzfassung

Neue Funde aus dem mittleren Dogger der Schweiz und von Tanzania ermöglichen weiterführende Aussagen zum Bauplan, zur Systematik und zur Verbreitung der frühen anomuren und brachyuren Krebse. Der primitive homolodromiide Charakter der Prosopidae wird erstmals auch an den bislang unbekannten ventralen Skelett-Elementen bestätigt. Das auf Europa beschränkte Verbreitungsgebiet jurassischer Prosopidae kann auf die Südhemisphäre ausgedehnt werden. Zugleich erweitert das zeitlich frühe Vorkommen in Riffschuttkalken des Bajocium-Bathoniums von Tanzania die Möglichkeiten potentieller Entwicklungszentren der frühen Prosopiden. Die unsichere systematische Stellung der Gattung *Gastrodorus* wird anhand der neuen Art *G. granulatus* n. sp. aus dem unteren Hauptrogenstein und dem bislang einzigen Vertreter *G. neuhausensis* aus dem höheren Malm diskutiert. Eine Zuordnung zu den Galatheoidea ist wahrscheinlicher als die traditionelle Zurechnung zu den Homoloidea.

Abstract

New decapod remains from the Middle Jurassic of Switzerland and Tanzania provide a better knowledge of the bauplan, taxonomy, and range of the early Anomura and Brachuyra. The primitive, homolodromiid character of the Prosopidae is supported by the hitherto unknown morphology of the ventral skeleton and abdomen. The palaeogeographic range of Jurassic Prosopidae, so far restricted to the European realm, can be extended to the southern hemisphere. Moreover the early stratigraphic occurrence in Mid-Jurassic reef debris from Tanzania of two new Prosopidae enlarge the knowledge of potential centers of brachyuran evolution. The dubious systematic position of the genus *Gastrodorus* is discussed on the basis of *G. granulatus* n. sp. from the Bajocian and *G. neuhausensis* v. Meyer from the Late Jurassic. The genus *Gastrodorus* more likely belongs to the Galatheoidea than to the Homoloidea.

Einleitung

Reste von Anomuren und Brachuyren sind in den Schwamm- und Korallenriffschuttkalken des höheren Malms von Mitteleuropa weit verbreitet. Sie fanden seit der Mitte des letzten Jahrhunderts in zahlreichen Einzelbearbeitungen wie Monographien die verschiedensten Deutun-

*) Dr. R. Förster, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, Richard-Wagner-Straße 10, 8000 München 2.

gen bei einer sich wandelnden Systematik. Dies ganz besonders, weil es sich bei dem Fossilmaterial durchwegs um isolierte, einzelne Panzerteile handelte: meist lag nur der Carapax vor, seltener (weil weniger beachtet) einzelne Scheren und nur sehr selten einzelne Segmentreste des Abdomen. Vollständigere Reste blieben auf einige wenige Beispiele bei den Prosopiden beschränkt, wobei das Abdomen für eine Untersuchung niemals zugänglich war.

Eine Zusammenstellung aller bekannten Funde zeigt, daß die Zahl der Arten wie der Individuen im tieferen Malm rasch abnimmt. Aus dem Dogger wurden nur einzelne Funde bekannt, die auf ein gutes Dutzend Arten verteilt worden waren. In der zeitlichen Abfolge wie im Verständnis der verwandtschaftlichen Beziehungen klaffen daher erhebliche Lücken. Von den meisten dieser Dogger-Funde liegen zudem nur ungenügende Beschreibungen und Abbildungen vor. Viele der raren Stücke befanden sich in Privatsammlungen und gingen mit der Zeit, insbesondere in den Kriegswirren unseres Jahrhunderts verloren, so daß die notwendige Neubearbeitung schon daran scheiterte. Die Kenntnisse über die Evolution der frühen Anomuren und Brachyuren haben sich daher in den letzten 50 Jahren kaum verbessert, obwohl es sich hier um einen der interessantesten Abschnitte in der Entwicklungsgeschichte der dekapoden Krebse handelt.

Neue Aufsammlungen einer reichen Krebs-Fauna im höheren Oxford der Frankenalb (Schairer & Yamani) und besonders auch die Bearbeitung eines vorzüglich erhaltenen Materials einer homolodromiiden Krabbe aus dem Miozän der Antarktis (Förster et al., 1985) waren der Anlaß, sich mit den hier vorgestellten neuen Funden aus dem Dogger zu beschäftigen.

Dieses neue Material ist in mehrfacher Hinsicht aufschlußreich: erstmals bot sich die Möglichkeit, Bau und Organisation der mesozoischen Prosopiden nicht nur am Carapax, sondern auch am Abdomen mit den Verhältnissen bei känozoischen und rezenten Dromioidea zu vergleichen. Die bislang bekannte Verbreitung jurassischer Prosopiden, die von Südengland im NW bis in die Karpathen Rumäniens im SE reichte, von Norddeutschland und Pommern im N bis nach Sizilien im S, kann auf die Südhemisphäre bis nach Tanzania erweitert werden. Dieses neue, im Küstenbereich eines südlichen Randmeeres der Tethys gelegene Vorkommen weit außerhalb des bisher angenommenen Verbreitungsraumes verdient nicht nur wegen seiner geographisch exponierten Lage besondere Beachtung, sondern auch wegen seines frühen stratigraphischen Vorkommens im Bajocium-Bathonium. Das Entwicklungszentrum der frühen Brachyuren muß nicht – wie bislang vermutet – im europäischen Bereich der Tethys gelegen haben. Schließlich kann mit dem ersten Fund von *Gastrodorus* aus dem Dogger die unsichere systematische Stellung dieser bislang nur in einer einzigen Art aus dem höheren Malm Württembergs bekannten Gattung diskutiert werden.

Bei der Neubeschreibung des ältesten, den Brachyuren zugeschriebenen Krebses, *Eocarcinus praecursor* Withers aus dem Pliensbach Süd-Englands (Förster, 1979) waren die ältesten Funde brachyurer Krebse zusammengestellt worden. Von dieser damals aufgeführten Liste war zunächst *Charassocarcinus mayalis* v. Straelen als vermutlicher Tanaidacea (Glaessner, 1969: R 628) ausgeschieden worden. Weiterhin müssen auch die beiden von Beurlen (1932) unter cf. *Goniodromites liasicus* beschriebenen Reste ausgeklammert werden. Die beiden angeblich mittelliassischen Funde von Bornholm (Slg. Universität Greifswald) stammen aus der Kreide, vermutlich aus den Konkretionen des Arnager Greensand (unteres Cenoman mit aufgearbeiteten Konkretionen des tieferen Alb; vergl. Christensen, 1984: 3207). Nach der Ausbildung eines breiten, einheitlichen Sternalplastrons mit einer ausgeprägten Abdominalgrube, breiten, kaum gegliederten Abdominalsegmenten, einem weit unter dem Carapax eingeschlagenen Abdomen ohne Intercalarplättchen am sechsten Segment und der ventralen Lage auch der beiden letzten Pereiopoden kann die Zugehörigkeit zu den Podotremata (u. a. Homolodromioidea, Dromioidea und Homoloidea) ausgeschlossen werden. Bei beiden Resten handelt es sich um Vertreter der höheren Brachyuren, dem Habitus nach um Xanthoidea. Damit setzt sich die Zahl der aus

dem Dogger beschriebenen Anomuren (ohne Thalassinoidea und Paguroidea) und Brachyuren wie folgt zusammen.

Galatheoidea SAMOUELLE, 1819
Palaeomunidopsis moutieri v. STRAELEN, oberes Bathonium, Nord-Frankreich

Brachyura LATREILLE, 1803
Prosopon vilsensis (STOLLEY), oberes Bathonium, Tirol
Prosopon auduini (DESLONGCHAMPS), oberes Bathonium, Nord-Frankreich, Süd-England
Pithonoton moutieri HÉE, oberes Bathonium, Nord-Frankreich
Prosopon mammillatum WOODWARD, mittleres Bathonium, Süd-England
Prosopon langrunensis (HÉE), Bathonium, Nord-Frankreich
Coelopus bigoti HÉE, unteres Bathonium, Nord-Frankreich
Goniodromites incisum v. STRAELEN, oberes Bajocium, Nord-Frankreich
Prosopon major HÉE, oberes Bajocium, Nord-Frankreich
Prosopon hebes v. MEYER, Bajocium, Ost-Frankreich
Pithonoton richardsoni (WOODWARD), oberes Bajocium, Süd-England
Pithonoton sp. DONOVAN, oberes Aalenium, Süd-England
Eocarcinus praecursor WITHERS, unteres Pliensbach, Süd-England

Ein von SCHRAM (1984) unter *Imocaris tuberculata* beschriebener und als Dromiide gedeuteter Carapax aus dem oberen Mississippian von Arkansas steht in der Gliederung des Carapax außerhalb aller bekannten Baumuster mesozoisch-känozoischer Podotremata. Er weist dagegen enge Beziehungen zu den Pygocephalomorpha auf, insbesondere zur Gattung *Pygocephalus* HUXLEY.

Systematische Paläontologie

Infraordnung Brachyura LATREILLE, 1803
Subsektion Dromiacea DE HAAN, 1933
Familie Homolodromiidae ALCOCK, 1899

Prosopon lugobaensis n. sp.
Taf. 1 Fig. 1; Abb. 1

Derivatio nominis: Nach dem Fundort Lugoba, Nord-Tanzania

Holotypus: Ein dorsoventral leicht verdrückter Carapax, dessen hintere Branchialregion stärker deformiert und zerbrochen ist. Es fehlen der Hinterrand und Teile der Metabranchialregion. Bayer. Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München, Nr. 1983 I 185; Taf. 1, Fig. 1.

Locus typicus: Kalkstein-Hügel ca. 2 km SE Lugoba, 60 km westlich Bagamoyo, Nord-Tanzania (KAPILIMA, 1984: 22).

Stratum typicum: Riffschuttkalke der Lugoba Formation, Bajocium-Bathonium, vergleichbar dem Kamba Limestone in Süd-Kenia (vergl. KAPILIMA, KENT et al. 1971: 10).

Material: nur Holotyp

Maße: (in mm)

C_l	C_{br}	G	ae
14,5	11,0	8	10

C_l Länge des Carapax, C_{br} Breite, G Länge der Gastricalregion, *ae* Distanz Frontoorbitalrand – vorderes Ende der Cardiacalgruben.

Diagnose: Ein Prosopide mit folgenden charakteristischen Merkmalen: ungewöhnlich kurze, weit hinten gelegene Cardiacalgruben *(ae)*, somit weite Urogastricalregion *(U)*. Ansätze von dorsoventralen Muskeln als deutliche Gruben auf der Epibranchialregion parallel zur Branchiocardiacalfurche.

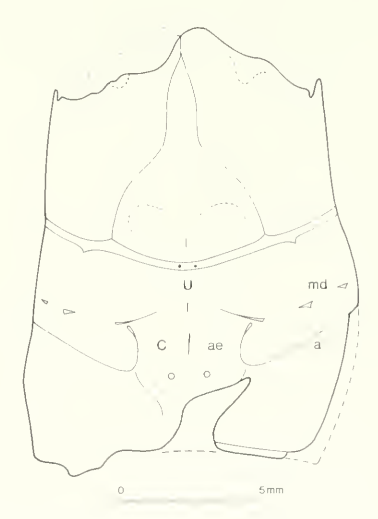


Abb. 1: *Prosopon lugobaensis* n. sp.
Holotyp, z. T. ergänzt (gestrichelte Linien); *U* Urogastricalregion, C Cardiacalregion, *a* Branchiocardiacalfurche, *ae* Cardiacalgruben (Ansätze des attractor epimeralis), *md* Ansätze der medianen Dorsoventralmuskeln.

Beschreibung: Carapax langgestreckt, nach hinten sich verbreiternd, möglicherweise infolge einer stärkeren dorsoventralen Deformation der hinteren Branchialregion, die bis zur Bruchbildung und zum Verlust der hinteren Bereiche führte. Hinterrand fehlt, nur auf der rechten Seite über eine Distanz von 2 mm erhalten. Rostrum bilobat.

Die Ausbildung der Gastricalregion und der beiden Rückenfurchen *(ee_1a)* entspricht den üblichen Verhältnissen bei den Prosopiden. *P. lugobaensis* weicht in folgenden Merkmalen von allen bekannten Prosopiden ab. Die die Cardiacalregion begrenzenden Cardiacalgruben *ae* sind ungewöhnlich kurz und relativ weit hinten gelegen, so daß die Urogastricalregion *(U)* relativ groß erscheint. Auf der Epibranchialregion sind in Höhe der Cardiacalgruben und parallel zu den beiden Rückenfurchen nach außen zwei weitere Gruben eingesenkt. Es sind vermutlich die Ansätze der medianen dorsoventralen Muskeln *(md)*.

Der Anterolateraldorn ist durch eine kurze Inzision vom Frontoorbitalrand abgesetzt, gegen die Hepaticalregion durch eine seichte Depression. Eine weitere vom Frontoorbitalrand ausgehende Depression trennt die Epi- von der Protogastricalregion, vergleichbar den Verhältnissen bei *P. laeve* (H. v. Meyer) oder einigen stärker skulpturierten Formen von *Nodoprosopon* im höheren Malm. In der Verlängerung der mesogastricalen Begrenzungsfurche ist die Epibranchialregion leicht eingesenkt, ohne daß es zu einer vollständigen Teilung kommt wie bei *N. fraasi* (Moericke) aus dem Tithon. Die Panzeroberfläche ist mit weitständigen, flachen Tuberkeln bedeckt, die eine einheitliche feine Granulation bewirken.

Bemerkungen: Mit der Verbreitung und damit Vergrößerung des Branchialraumes folgt *P. lugobaensis* einer allgemein zu beobachtenden Tendenz innerhalb der Dromioidea. Unter den frühen Prosopiden scheinen *P. auduini* (DESLONGCHAMPS) und *P. mammillatum* WOODWARD am nächsten zu stehen. *P. lugobaensis* unterscheidet sich durch den viel schlankeren Carapax mit einer einheitlich granulierten Oberfläche, ohne die Ausbildung von einzelnen stärkeren Aufwölbungen mit kräftigen Dornen im Bereich von Gastrical- und Hepaticalregion wie bei diesen beiden Arten und bei dem zweiten Prosopiden von Lugoba (s. S. 49).

Alle übrigen Prosopiden des Dogger scheinen ebenfalls eine glattere und weniger stark gegliederte Carapax-Oberfläche besessen zu haben; die unzulänglichen Beschreibungen und Abbildungen lassen jedoch jeden Vergleich fragwürdig erscheinen. Lediglich *Pithonoton richardsoni* (WOODWARD) zeigt bereits deutlich alle Merkmale der Gattung *Pithonoton* v. MEYER (vergl. WITHERS, 1951).

Mit der Ausbildung kräftiger Muskeleindrücke auf der Epibranchialregion nimmt *P. lugobaensis* innerhalb der mesozoischen Prosopiden eine Sonderstellung ein. Vergleichbare Eindrücke sind von der wesentlich jüngeren homolodromiiden *Antarctidromia inflata* FÖRSTER (1985) aus dem Miozän der Antarktis bekannt. Doch auch *Eocarcinus praecursor* WITHERS aus dem Pliensbach Süd-Englands weist mit Muskelansätzen unmittelbar hinter der Cervicalfurche gewisse Parallelen auf; mit seiner großen Cardiacalregion ohne eine davon deutlich abgegrenzte Urogastricalregion und einem insgesamt mehr zylindrischen Carapax steht *Eocarcinus* jedoch noch ganz in der traditionellen Carapax-Gliederung der triassischen, zu den Langschwanzkrebsen gehörigen Vorfahren.

Prosopon sp.
Taf. 1, Fig. 2; Abb. 2

Material: Ein Carapax-Fragment mit Teilen der linken Gastrical- und Branchialregion; BSP 1983 I 186.

Fundort und Horizont: Kalkstein-Hügel ca. 2 km SE Lugoba, Nord-Tanzania; Riffschuttkalke der Lugoba Formation, Bajocium-Bathonium (vergl. *P. lugobaensis,* S. 47).

Beschreibung und Beziehungen: In der Ausbildung der erhalten gebliebenen Regionen bestehen engere Beziehungen zu *P. mammillatum* WOODWARD (Taf. 1, Fig. 3), insbeson-



Abb. 2: *Prosopon* sp.
vordere Regionen ergänzt (gestrichelte Linien); *MG* Mesogastricalregion, *U* Urogastricalregion, *ae* Cardiacalgruben.

dere in der Zweiteilung der Protogastricalregion und der davon deutlich abgesetzten Hepaticalregion. Das Fragment unterscheidet sich durch die insgesamt einheitlichere und feinere Granulation. Die bei *P. mammillatum* mit je einem kräftigen Tuberkel besetzten Buckel der hintersten Mesogastricalregion sind bei dem ostafrikanischen Stück nur angedeutet; die gesamte Mesogastricalregion ist gleichmäßig granuliert. Der Dorn der Hepaticalregion ist mehr dorsal am Vorderrand der Hepaticalregion gelegen und ist stärker vorwärtsgerichtet. Ein weiterer, kleinerer anterolateraler Dorn ist vor ihm schräg abwärts am Frontalrand der Subhepaticalregion entwickelt. Oberhalb von diesem ist ähnlich wie bei *P. mammillatum* ein dritter schwächerer Dorn auf der Protogastricalregion ausgebildet.

Trotz der bruchstückhaften Erhaltung kann der vorliegende Rest der Formengruppe um *P. mammillatum* zugerechnet werden. Sie zeichnet sich durch die intensivere Morphologie mit einzelnen Aufwölbungen auf dem vorderen Carapax im Bereich von Gastrical- und Hepaticalregion aus. Aufwölbungen und Buckel sind unregelmäßig mit kräftigen Tuberkeln und einzelnen Dornen besetzt. Sie kann als Stammgruppe der von Beurlen in der Gattung *Nodoprosopon* zusammengefaßten, stärker skulpturierten Prosopiden des höheren Malms angesehen werden. Neben *P. mammillatum* Woodward und *P. auduini* (Deslongchamps) dürfte hier noch *P. major* Hée anzuschließen sein.

Prosopidae gen. et sp. indet.

Forma A
Abb. 3

Material: Ein dorsoventral verdrückter Rest, der das Abdomen, die proximalen Glieder der ersten vier Pereiopoden und die rechte Schere zeigt; Slg. Holenweg, CH-4133 Pratteln.

Fundort und Horizont: Steinbruch im Wald östlich Winkel (Dept. Haut-Rhin); oberes Bajocium, oberer Hauptrogenstein, Crinoidenbank mit *Pentacrinites dargniesi* Terquem & Jourdy (vergl. Hess, 1972b: 78).

Maße: (in mm)

	M_1	M_2	M_3	Sch	P	D	T	S_6	S_5	S_4	S_3	S_2
Länge	4,5	5,0	5,0	6	3,4	3	2,1	0,7	0,7	0,7	0,9	0,8
Breite	1,8	1,5	1,5	–	2,3	–	2,8	–	3,6	3,6	3,3	–

M_1 Merus von Pp_1, Sch Schere, *P* Scherenballen, *D* Dactylus, *T* Telson, *S* Abdominalsegment; geschätzte Carapaxlänge um 12 mm.

Beschreibung und Beziehungen: Bei dem zwischen Crinoiden-Armgliedern eingebetteten Rest scheint es sich nur um die vom Carapax losgelösten ventralen Skelett-Teile zu handeln, wie sie bei Häutungsresten, aber auch beim Zerfall von Leichen zu beobachten sind. Der Carapax selbst scheint zu fehlen; denn unterhalb und um das Abdomen liegen Crinoidenreste, was bei einer vollständigen Erhaltung mit Carapax ungewöhnlich wäre.

Vom Abdomen sind – wie bei Ventralaufsichten auf Homolodromiiden üblich – die Segmente 2–6 und das Telson sichtbar. Das Telson ist gerundet triangulär. Im basalen Bereich ist es median aufgewölbt, gegen die Spitze hin dagegen median leicht eingefurcht. Die Segmente 3–6 sind annähernd gleich lang und gleich breit. Das 2. Segment ist in seiner Breite wie üblich reduziert. Bei den einzelnen Segmenten sind die Pleuren vom flach gewölbten Tergum deutlich abgesetzt. Die Oberfläche ist glatt mit feinen weitständigen Poren; lediglich die Pleuren sind mit feinen Tuberkeln und Grübchen bedeckt.

Von den Pereiopoden sind nur die proximalen Glieder (von der Coxa bis zum Merus) erhalten, außerdem die rechte Schere. Die Schere ist dorsoventral verdrückt, so daß der Dactylus unter dem nur zur Hälfte erhaltenen Index liegt. Die Scherenfinger sind etwa so lang wie der Scherenballen. Der Index ist durch je einen extern gelegenen Sulcus stabilisiert. Die Beschaffenheit der Schneiden ist nicht zu erkennen. Die Oberfläche ist nur schwach mit seichten Grübchen und dorsal mit feinen Tuberkeln skulpturiert. Die Meri sind im Querschnitt gerundet triangulär. Ihre Kanten sind mit kleinen Dornen besetzt, die Flächen fein granuliert. Der Merus des 4. Pereiopoden ist deutlich reduziert, das Beinpaar dorsal verlagert.

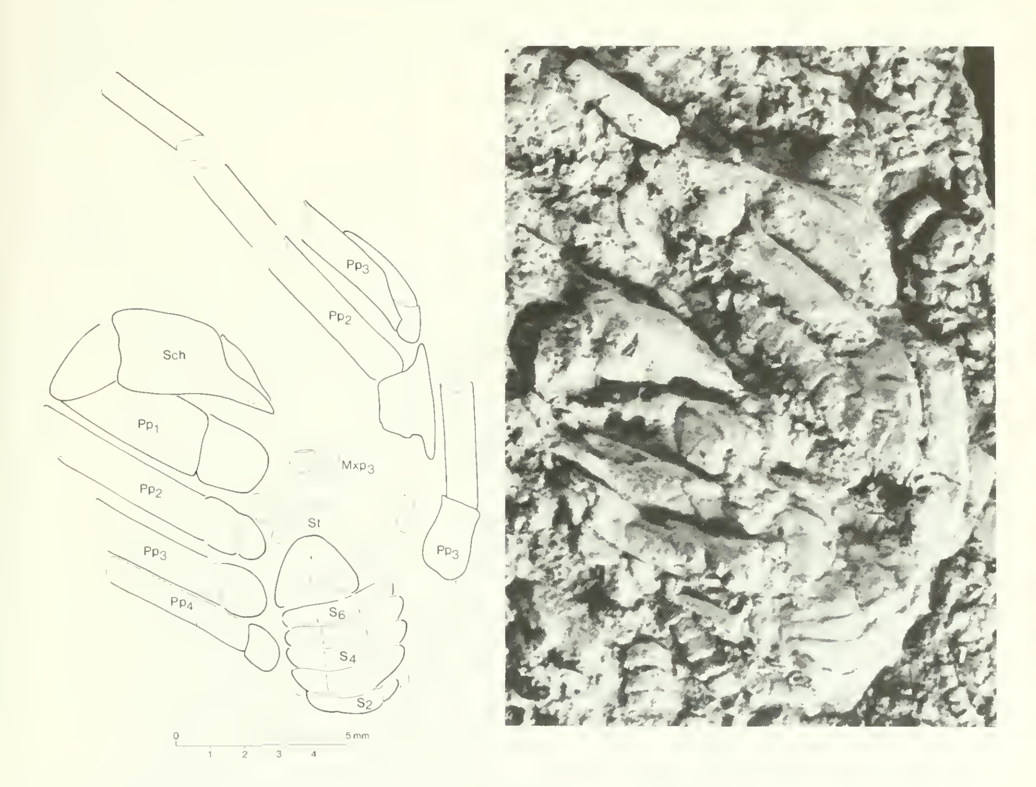


Abb. 3: Prosopidae gen. et sp. indet.
Ventrale Aufsicht; *Sch* rechte Schere, Pp_{1-4} proximale Glieder der Pereiopoden 1–4, Mxp_3 Reste des 3. Maxillarfußpaares, *St* Reste des Sternum (Segment 5), S_{2-6} Abdominalsegmente 2–6.

Die wenigen Merkmale ermöglichen nur eine Zuordnung zu den Prosopidae. Nach der Skulptur der Pereiopoden dürfte es sich um einen Vertreter mit einer granulierten Panzeroberfläche gehandelt haben ähnlich *Prosopon mammillatum* Woodward.

Weitere Funde aus dem oberen Hauptrogenstein gibt Hess (1972: 69) von Schinznach (Kanton Aargau) und von der Montagne de Develier an. Es handelt sich dabei weitgehend um sehr fragmentarische Reste. Häufig sind nur einzelne Gliedmaßen deutlicher zu erkennen. Die abgebildete Schere (Hess, Taf. 13, Fig. 2) dürfte dem astaciden Langschwanzkrebs *Eryma bedelta* (Quenstedt) zuzuordnen sein.

Zwei Reste von Heiter oberhalb Schinznach (Slg. Naturmuseum Solothurn, Slg. Nr. NMS 20'139 und 20'131) lassen gewisse Einzelheiten erkennen.

NMS 20'130: Ein Rest ähnlich dem oben beschriebenen Stück mit einer ebenfalls gröberen Granulation der Gliedmaßen-Oberfläche zeigt die zu einer schmalen triangulären Spitze verschmolzenen Sternite 1–3 (vergl. Abb. 4), die durch seitliche Furchen hinter dem Episternum lateral getrennten Sternite 4–6, Reste zweier Abdominalsegmente mit gut entwickelten, abgesetzten Pleuren (vermutlich Segmente 3–4), proximale Glieder der Pereiopoden 1–3 bzw. des 3. Maxillarfußes und Resten der rechten Schere. Individuumsgröße ca. 12–14 mm.

NMS 20'131: Ein stärker angelöster Rest mit Teilen des Sternums und Abdomens und den proximalen Gliedern der Pereiopoden 1–4, erhalten als Kalzitausfüllung. Individuumsgröße ca. 6–7 mm.

Beide Stücke erlauben keine weitergehenden Schlüsse als die Zugehörigkeit zu den Prosopidae.

Forma B
Abb. 4

Material: Ein zwischen Crinoidenfragmenten auf der Bankunterseite eingebetteter Rest, der das Sternum, Teile des 2. und 3. Abdominalsegments, die proximalen Glieder der drei ersten Pereiopoden und Dactylus und Index der rechten Schere zeigt; Slg. Zbinden, CH-2563 Ipsach bei Biel.

Fundort und Horizont: Sichtern bei Liestal, SE Basel; oberes Bathonium, untere *varians*-Schichten, Crinoidenbank mit *Chariocrinus leuthardti* (Loriol) (vergl. Hess 1972b: 80.

Maße: (in mm)

	M_1	M_2	M_3	D	Individuum
Länge	5	7	7	3,5	10
Breite	1,6	1,4	1,4	–	–

Beschreibung und Beziehungen: Vom Abdomen sind nur Reste von zwei Segmenten erhalten; nach dem relativ schmalen Bau des hinteren Segments dürfte es sich um die Segmente 2 und 3 handeln, was gut mit ihrer Lage hinter dem dritten Beinpaar übereinstimmen würde. Das Sternum entspricht dem anderer Homolodromioidea. Die Sternite 1–3 sind zu einem schmalen triangulären Vorsprung verwachsen, hinten mit einer flügelartigen Verbreiterung. Auch die Sternite 4 und 5 besitzen diese Fortsätze (Episternum) zur Stützung der Pereiopoden-Gelenkung.

Von den Pereiopoden sind nur die proximalen Glieder erhalten und die Finger der rechten Schere. Beide haben eine zugespitzte Schneide. Beim Index ist im vorderen Drittel eine flache Zähnelung angedeutet. Beide Finger sind extern durch einen Längssulcus stabilisiert. Die Panzeroberfläche selbst bei den Pereiopoden ist nur sehr schwach granuliert, fast glatt. Lediglich die Coxae zeigen eine etwas gröbere Granulation.

Der vorliegende Rest unterscheidet sich vom vorhergehend beschriebenen Stück durch die viel feinere Skulptur und erinnert mehr an die glattere Oberfläche bei *Pithonoton* v. Meyer.

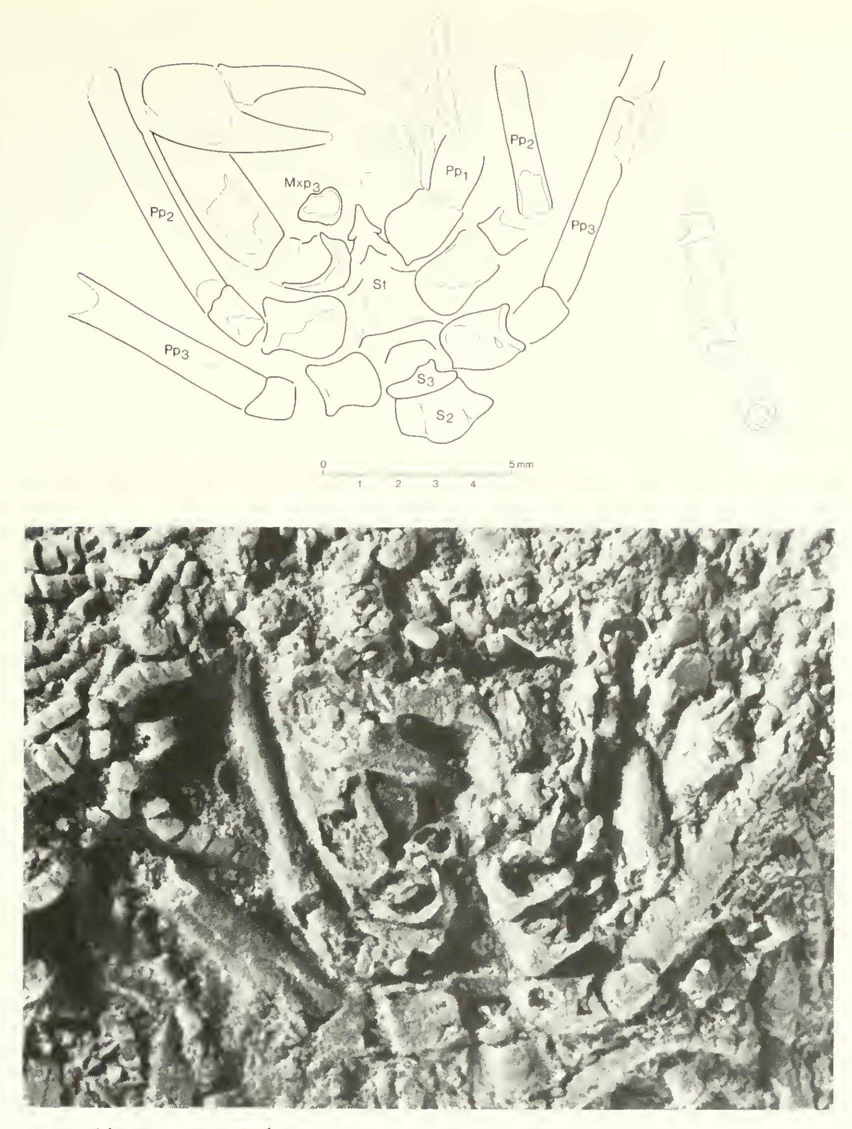


Abb. 4: Prosopidae gen. et sp. indet.
Ventrale Aufsicht; Pp_{1-3} proximale Teile der Pereiopoden 1–3, Mxp_3 Coxa des rechten 3. Maxillarfußes, *St* Sternum (Segmente 1–6), S_{2-3} Abdominalsegmente 2 und 3: × 5.

Infraordnung Anomura H. Milne-Edwards, 1832
Superfamilie Galatheoidea Samouelle, 1819
Familie Galatheidae Samouelle, 1819
Gattung *Gastrodorus* v. Meyer, 1864

Gastrodorus granulatus n. sp.
Taf. 1, Fig. 4; Abb. 5

Derivatio nominis: nach der einheitlich granulierten Panzeroberfläche.

Holotypus: dorsoventral verdrückter, in leichter Schräglage auf der Bankoberseite einer Crinoiden-Platte eingebetteter Carapax. Die Frontal- und die gesamte hintere Branchialregion mit dem Hinterrand sind nicht erhalten. Naturhistorisches Museum Basel, Inv. Nr. 1403; Taf. 1, Fig. 4.

Locus typicus: Röserental (Glattweg) W Liestal, Kanton Basel, Schweiz.

Stratum typicum: höheres Bajocium, unterer Hauptrogenstein, untere Crinoidenplatte mit *Chariocrinus andreae* (Desor), (vergl. Hess 1972 a: 206).

Material: nur Holotypus.

Maße: (in mm)

C_l	C_{br}	G
9,8	9,9	5,5

Diagnose: Eine neue Art der Gattung *Gastrodorus* ähnlich *G. neuhausensis* v. Meyer mit folgenden Unterschieden: kaum gegliederte, einheitlich gewölbte Gastricalregion ohne medianen Dorsalkiel. Cardiacalgruben ohne Verbindung mit der Cervicalfurche. Hintere Cardiacalregion nur schwach von der Branchialregion abgesetzt.

Beschreibung: Carapax dorsoventral verdrückt, dadurch größte Breite im Bereich der vorderen Branchialregion. Gastricalregion kaum gegliedert, ohne Andeutung eines medianen

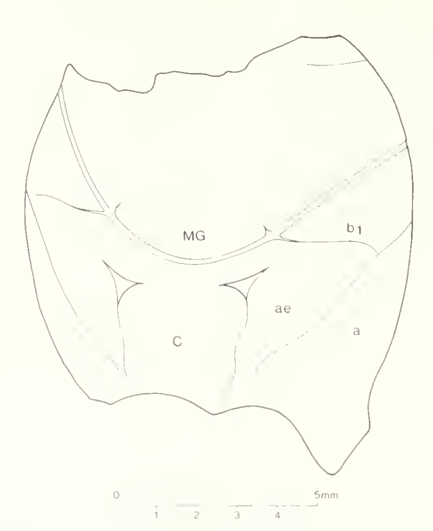


Abb. 5: *Gastrodorus granulatus* n. sp.
Holotyp; *MG* Mesogastricalregion, *C* Cardiacalregion, *a* Branchiocardiacalfurche, *ae* Cardiacalgruben, b_1 „Hepaticalfurche".

Dorsalkiels; falls vorhanden, nur im Bereich des Rostrum. Mesogastricale Begrenzung nur als seichte Eindellung unmittelbar vor der Cervicalfurche. Gut entwickelte Cervicalfurche; schwach ausgebildete Branchiocardiacalfurche. Cardiacalregion subpentagonal, vorn durch tiefe Cardiacalgruben *(ae)* von der Epibranchialregion abgesetzt. Cardiacalgruben ohne Verbindung mit der Cervicalfurche. Epibranchialregion durch eine von der Cervicalfurche schräg nach hinten gegen die Branchiocardiacalfurche abzweigende Furche *(b_1* nach BOAS) geteilt. Die Panzeroberfläche ist mit feinen, zum Teil nach vorn gerichteten Tuberkeln besetzt, die eine einheitliche feine Granulation bewirken. Im lateralen Bereich der hinteren Branchialregion haben die Tuberkeln gelegentlich die Tendenz, sich in der Transversalrichtung zu strecken.

Bemerkungen: Obwohl dem einzigen Carapax der Vorderrand mit dem Rostrum und die hintere Region mit dem Hinterrand fehlen, zeigt er in der Gliederung des zentralen Carapax enge Beziehungen zu dem sehr viel kleineren (C_l 3–5 mm), bislang nur aus dem höheren Malm beschriebenen *Gastrodorus neuhausensis* v. MEYER. Dieser für den Malm Delta Württembergs (vergl. HAIZMANN, 1902) typische Krebs konnte in jüngster Zeit auch aus dem Tithon (BACHMAYER, 1959) von Stramberg und Ernstbrunn, aus dem oberen Oxford der Frankenalb und aus dem Malm Alpha des Lochengründle bei Balingen nachgewiesen werden. Bislang ist nur der Carapax bekannt. Während sich die Exemplare des höheren Malms durch eine kräftige Gliederung des Carapax, insbesondere der Gastricalregion und eine insgesamt gröbere Skulptur auszeichnen, nimmt ein Rest aus dem Malm Alpha (Taf. 1, Fig. 5) eine vermittelnde Stellung ein. Bei diesem mit dem Panzer erhaltenen Stück ist die Gastricalregion wie bei *G. granulatus* nur schwach gegliedert. Der mediane Dorsalkiel ist nur im Bereich des Rostrums entwickelt. Die hintere Mesogastricalregion ist dagegen wie bei den späteren Vertretern durch eine tiefe, von der Cervicalfurche ausgehende Depression begrenzt. Auch die Ausbildung der Cardiacalgruben mit der Verbindung zur Cervicalfurche entspricht mehr den späteren Formen.

Die systematische Stellung dieses kleinen Krebses ist umstritten. Während BEURLEN (1925) ihn als Paguriden *(Eopagurus)* deutete, stellte in GLAESSNER (1969) zu den Homolidae. Merkwürdigerweise waren keinem der Bearbeiter die deutlichen Anklänge an die Galatheoidea des höheren Malms aufgefallen, insbesondere an *Gastrosacus wetzleri* v. MEYER. Bei beiden ist im Bereich des Rostrums ein kräftiger medianer Dorsalkiel entwickelt; von der Cervicalfurche zweigt eine rückwärtsgerichtete Furche (*b_1*) ab; die Cardiacalgruben sind nur vorn als quer verlaufendes Element ausgebildet; bei der Skulptur besteht auf der hinteren Branchialregion die deutliche Tendenz zu einer transversalen Ausrichtung der Skulpturelemente.

Insgesamt weist der Carapax von *Gastrodorus* weit engere Beziehungen zu den Munidopsinae auf als zu irgendeinem mesozoischen Vertreter der Homoloidea. Der Bauplan der oberjurassischen Galatheoidea läßt sich durchaus auf eine Form ähnlich *Gastrodorus granulatus* zurückführen. Im Verlauf der Entwicklung kam es zu folgenden Veränderungen:

Das bodenbezogene Leben bewirkte eine dorsoventrale Abflachung des Carapax mit der Ausbildung eines deutlichen Seitenrandes. Die Furchen der Cardiacal- und Branchialregion wurden insgesamt stärker abgebaut; dabei fiel die Reduktion bei *Gastosacus wetzleri* und den späteren Vertretern der Munidopsinae geringer aus als bei der von BALSS (1913) unter *Galatheites* zusammengefaßten und zu den heutigen Galatheinae hinführenden Formengruppe (Typus: *G. zitteli* MOERICKE). Andererseits kam es hier zu einer zunehmend stärkeren transversalen Ausrichtung von Skulptur-Elementen über die gesamte Carapax-Oberfläche hinweg. Bei *G. wetzleri* blieb sie auf die hintere Branchialregion beschränkt, meist nur als eine transversale Streckung einzelner Tuberkel.

Auch bei *Gastrodorus neuhausensis* ist eine derartige Längung der Tuberkel im hinteren Bereich der Branchialregion zu beobachten; selbst bei *G. granulatus* ist sie bereits angedeutet. An keinem der ca. 50 vorliegenden Reste von *G. neuhausensis* ließ sich dorsal des Seitenrandes eine der linea homolica vergleichbare Längsstruktur nachweisen, so daß nach alledem eine Zu-

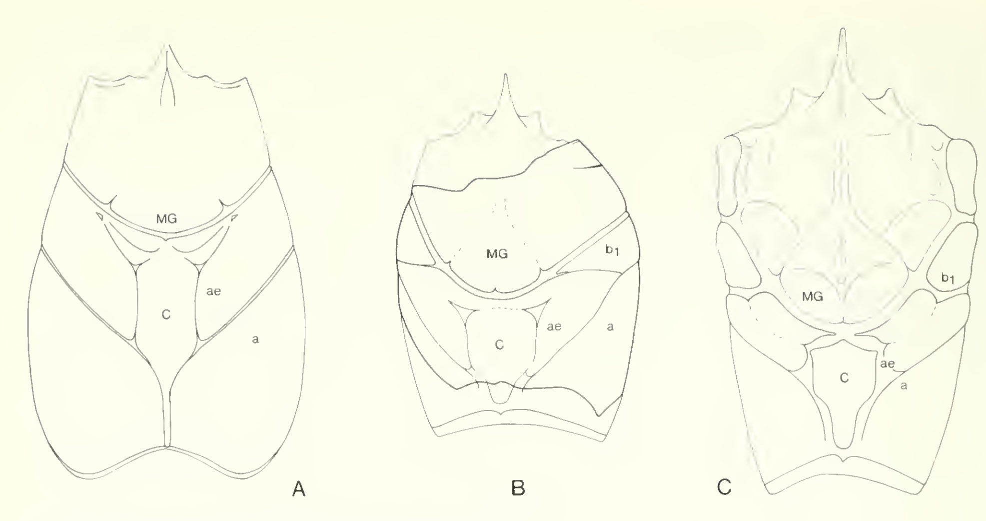


Abb. 6: Dorsale Aufsichten auf den Carapax von:
A *Eocarcinus praecursor* WITHERS
B *Gastrodorus granulatus* n. sp.
C *Gastrodorus neuhausensis* v. MEYER
G. granulatus n. sp. nimmt in der Gliederung des Carapax eine vermittelnde Stellung ein. Die Gastricalregion ist noch kaum gegliedert; die Cardiacalgruben sind vorn am tiefsten ausgebildet, jedoch noch nicht durch eine tiefe Depression mit der Cervicalfurche verbunden. *MG* Mesogastricalregion, *C* Cardiacalregion, *a* Branchiocardiacalfurche, *ae* Cardiacalgruben, b_1 ,,Hepaticalfurche".

ordnung von *Gastrodorus* zu den Galatheoidea gerechtfertigter erscheint als zu den Paguroidea oder Homoloidea.

Bei einem Vergleich mit *Eocarcinus praecursor* WITHERS aus dem Pliensbach nimmt *G. granulatus* eine vermittelnde Stellung ein. Der Carapax ist deutlich dorsoventral abgeflacht, scheint aber wie *G. neuhausensis* keinen scharfen Seitenrand besessen zu haben. Die Gastricalregion ist kaum gegliedert. Die Cardiacalgruben sind vorn am tiefsten ausgebildet, ohne jedoch wie bei *G. neuhausensis* mit der Cervicalfurche durch eine tiefe Depression verbunden zu sein. Insgesamt sind bei *G. neuhausensis* Regionen und Furchen ausgeprägter entwickelt, möglicherweise bedingt durch die Steinkern-Erhaltung, bei der erfahrungsgemäß eine deutlichere Gliederung des Carapax vorhanden ist als bei Resten mit Panzererhaltung.

In der Gliederung des Carapax, insbesondere der Gastricalregion, der Anlage eines medianen Kiels oder der Ausbildung der von der Cervicalfurche schräg nach außen abzweigenden ,,Hepatical"furche (b_1) bestehen große Ähnlichkeiten mit dem frühen Raniniden *Notopocorystes* M'COY aus der mittleren Kreide. *Gastrodorus* stand der Stammgruppe der Raninidae vermutlich sehr nahe.

Biostratinomie und Ökologie

Trotz der relativ großen Zahl von Carapax-Resten im höheren Jura sind andere Körperteile wie das ventrale Skelett, das Abdomen oder die Extremitäten unverhältnismäßig selten (Beine und Scheren) oder fehlen fast ganz (Abdomen, Ventralskelett). Das ist sicherlich zum Teil auf

eine selektive Aufsammlung dieser unscheinbaren Reste zurückzuführen. Andererseits trifft diese selektive Erhaltung für die meisten fossilen wie rezenten Krebse zu. Nur unter besonders günstigen Umständen blieben vollständigere Exemplare erhalten, etwa in den feinlaminierten Plattenkalken vom Typ Solnhofen, dunklen bituminösen Fischschiefern vom Typ Raibl oder in Tonschiefern und Tonen, hier meist eingeschlossen in Konkretionen. In allen diesen Fällen handelte es sich um Ausnahmesituationen in einer Stillwasserfazies ohne oder mit nur spärlichem Bodenleben.

Unter normalen Bedingungen werden die Leichen von einem Heer von aasfressenden Tieren zerstört, so daß auch heute gewöhnlich nur Fragmente erhalten bleiben: der Carapax, einzelne Abdominalsegmente, Extremitätenglieder, Scheren oder viel häufiger nur deren isolierte Finger. In höher energetischen Bereichen mit wiederholter Umlagerung der Sedimente überstehen davon nur die widerstandfähigsten Teile Transport, Umlagerung und mikrobiologische Zersetzungsprozesse.

Dieser besonders in subtropisch-tropischen Gewässern rasch voranschreitende biologische Abbau der im Krebspanzer eingelagerten organischen Substanz ist ein weiterer wichtiger Faktor für die Art der Erhaltung. Angaben über Zerfallsgeschwindigkeiten von Krebsskeletten variieren. Bei Ausschaltung aller übrigen angeführten Zerstörungsprozesse beginnt der Zerfall der Krebsleiche nach eigenen Beobachtungen in tropischen Gewässern bereits innerhalb von 24 Stunden, besonders bei weichhäutigen, kleinen, juvenilen oder zart gebauten Krebsen. Zunächst löst sich – ähnlich wie bei der Häutung – der Carapax vom Ventralskelett. Das leere Gehäuse ist für Aasfresser eine wenig attraktive Beute, so daß es im losgelösten Zustand vor weiterer Zerstörung meist verschont bleibt, bis auf die Frontalregion mit den dort noch anhängenden Antennen und Augen. Die übrigen Körperteile dagegen werden von ihnen zerbrochen, zerrissen und zerrupft und bleiben nur in kleineren Bruchstücken erhalten. Dieser Umstand dürfte ein wesentlicher Faktor für die selektive Erhaltung und die relative Häufigkeit vollständigerer Carapaxreste bzw. der Seltenheit aller übrigen Skelett-Teile sein.

Eine Zusammenstellung aller Brachyuren-Funde aus dem Dogger zeigt, daß alle Stücke aus Karbonatgesteinen des flacheren Wassers stammen, überwiegend aus oolithischen Kalken, Krinoidenkalken oder organogenen Schuttkalken. Das trifft auch für die hier neu beschriebenen Reste aus Tanzania (Riffschuttkalke) und der Schweiz (Crinoidenkalke) zu. Funde aus Kalkmergeln, Mergeln und Tonen oder aus Bereichen einer ruhigeren Sedimentation fehlen bislang.

Der größte Teil aller Dogger-Brachyuren (10 von 12 Arten) kommt aus einem geographisch eng begrenzten Raum, aus der Normandie (7) und aus Süd-England (4), je ein Exemplar aus Korallenkalken der Lorraine und aus Brachiopoden-Schuttkalken der Allgäuer Alpen.

Die wenigen Beispiele, wo auch ventrale Skelett-Teile zusammen mit den Beinen (und dem Carapax, wie bei *P. auduini* aus dem Forest Marble von Malmesbury) erhalten blieben, sind alle an ganz besondere Sedimentationsverhältnisse gebunden, wie sie u. a. Hess (1972) für die Krinoidenkalke des Basler Jura beschrieb. Sie wurden durch eine plötzliche, rasche Einbettung allen weiteren Zerstörungen entzogen. Das wird durch ihre Lage innerhalb der Bank dokumentiert; sie liegen stets auf oder nahe der Bankunterseite, meist in der natürlichen dorsal/ventralen Lage.

Der zartgliedrige Bau schließt einen weiten Transport aus. Nach Fazies, Begleitfauna und den paläogeographischen Verhältnissen muß für die frühen Brachyuren ein Leben im wärmeren, flachen Wasser im Bereich von Biohermen angenommen werden. Die weiten Schelfmeere des oberen Jura mit ihren ausgedehnten Schwamm- und Korallenriffen und ihren vielfältigen Angeboten an ökologischen Nischen dürften einen wesentlichen Anteil am raschen Aufblühen der Prosopiden und der Galatheiden im höheren Jura gehabt haben.

Danksagung

Für die großzügige Unterstützung, sei es durch die Ausleihe oder die Überlassung von Material an die Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, sei den Damen und Herren H. HOLENWEG, Pratteln, S. KAPILIMA, Geol. Inst. Dar-Es-Salaam, Dipl.-Geol. Ch. MEYER, Geol. Inst. Univ. Bern, Dr. R. PANCHAUD, Naturhist. Mus. Basel, und A. & H. ZBINDEN, Ipsach, vielmals gedankt.

Schriftenverzeichnis

BACHMAYER, F. (1959): Neue Crustaceen aus dem Jura von Stramberg (ČSR). – Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., Mathem.-naturw. Kl., Abt. I, **168:** 937–944, 2 Taf.; Wien.

BALSS, H. (1913): Ueber fossile Galatheiden. – Centralbl. Miner. Geol. Paläont. **1913:** 155–160; Stuttgart.

BEURLEN, K. (1925): Ueber Brachyuren- und Anomurenreste des Schwäbischen Jura. – N. Jb. Miner. Geol. Paläont. BB **52:** 464–532, 2 Abb.; Stuttgart.

BEURLEN, K. (1932): Brachyurenreste aus dem Lias von Bornholm mit Beiträgen zur Phylogenie und Systematik der Brachyuren Decapoden. – Palaeont. Z. **14:** 52–66, 2 Abb.; Berlin.

CHRISTENSEN, W. K. (1984): The Albian to Maastrichtian of Southern Sweden and Bornholm, Denmark: a review. – Cretaceous Res. **5:** 313–327, 6 Abb.; London.

FÖRSTER, R. (1979): *Eocarcinus praecursor* WITHERS (Decapoda, Brachyura) from the Lower Pliensbachian of Yorkshire and the early crabs. – N. Jb. Geol. Paläont, Mh. **1979:** 15–27, 6 Abb.; Stuttgart.

FÖRSTER, R., GAŻDZICKI, A. & WRONA, R. (1985): First record of a homolodromiid crab from a Lower Miocene glacio-marine sequence of West Antarctica. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh. **1985:** 340–348. 4 Abb.; Stuttgart.

GLAESSNER, M. F. (1969): Decapoda. – In MOORE, R. C. (ed.), Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R, Arthropoda 4: 399–533, Geol. Soc. Am. and Univ. Kansas Press; Lawrence.

HAIZMANN, W. (1902): Der weiße Jura γ und δ in Schwaben. – N. Jb. Miner. Geol. Palaeont. BB **15:** 473–561, Taf. 13–14; Stuttgart.

HESS, H. (1972a): *Chariocrinus* n. gen. für *Isocrinus andreae* DESOR aus dem unteren Hauptrogenstein (Bajocien) des Basler Juras. – Eclogae geol. Helv. **65:** 197–210, 22 Abb.; Basel.

HESS, H. (1972b): Eine Echinodermen-Fauna aus dem mittleren Dogger des Aargauer Juras. – Schweiz. Paläont. Abh. **92,** 87 S., 23 Taf., 90 Abb.; Basel.

KAPILIMA, S. (1984): Stratigraphische und paläontologische Untersuchungen im Jura und der Kreide des tansanischen Küstenstreifens im Hinterland von Dar-Es-Salaam und Bagamoyo. – Berliner geowiss. Abh., A **57,** 77 S., 13 Taf., 13 Abb.; Berlin.

KENT, P. E., HUNT, J. A. & JOHNSTONE, D. W. (1971): The geology and geophysics of coastal Tanzania. – Geophys. pap. Inst. geol. Sci. **6,** 101 S., 44 Abb., 2 Taf.; London.

SCHAIRER, G. & YAMANI, A. (1982): Die Schwammkalke von Biburg bei Weißenburg/Bayern (Oberoxford, Südliche Frankenalb). – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol. **22:** 9–17, 5 Abb.; München.

SCHRAM, F. R. & MAPES, R. H. (1984): *Imocaris tuberculata,* n. gen., n. sp. (Crustacea: Decapoda) from the Upper Mississippian Imo Formation, Arkansas. – Transact. San Diego Soc. nat. Hist. **20:** 165–168, 1 Abb.; San Diego.

WITHERS, T. H. (1951): Some Jurassic and Cretaceous Crabs (Prosoponidae). – Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol. **1:** 173–186, Taf. 15–17, 14 Abb.; London.

Tafelerläuterungen

Tafel 1

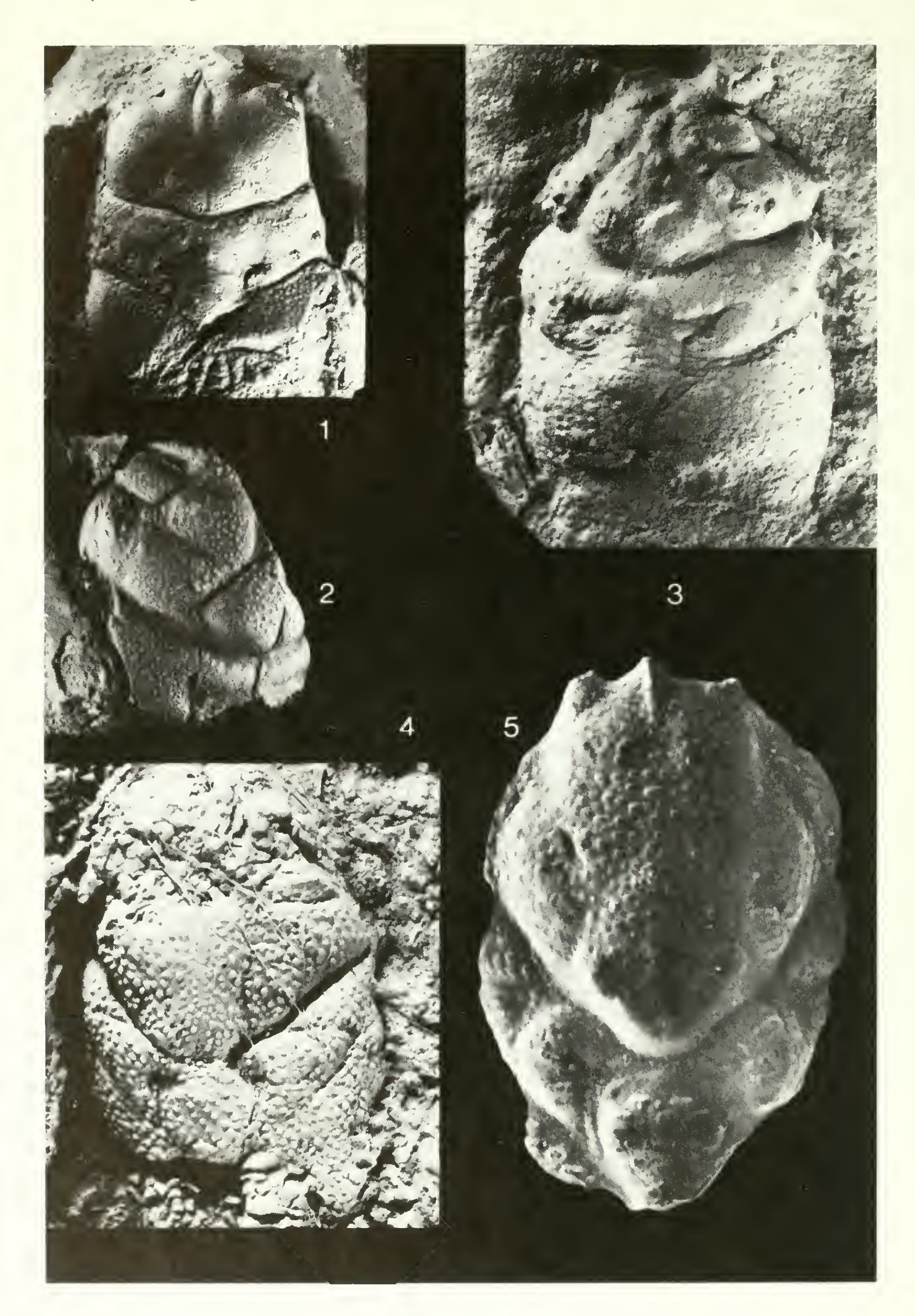
Fig. 1: *Prosopon lugobaensis* n. sp.
Holotyp; Bajocium-Bathonium, Lugoba Formation, 2 km SE Lugoba, Nord-Tanzania; BSP 1983 I 185; × 3.

Fig. 2: *Prosopon* sp.
Bajocium-Bathonium, Lugoba Formation, 2 km SE Lugoba, Nord-Tanzania; BSP 1983 I 186; × 3.

Fig. 3: *Prosopon mammillatum* WOODWARD
Holotyp; mittleres Bathonium, Stonesfield Slate, Stonesfield, Oxfordshire; Sedgwick Museum Cambridge, B 2719; × 2.

Fig. 4: *Gastrodorus granulatus* n. sp.
Holotyp; höheres Bajocium, unterer Hauptrogenstein, Röserental westlich Liestal, Kanton Basel; Naturhist. Museum Basel; × 4.

Fig. 5: *Gastrodorus neuhausensis* V. MEYER
Malm Alpha, Lochengründle bei Balingen; BSP 1983 I 187; × 20.


1
2
3
4
5